

Aus dem LVIII. Bd. d. Sitzb. d. k. Akad. d. Wissensch. II. Abth. October-Heft. Jahrg. 1868

Über die Reizung der Bewegungsnerven durch elektrische Ströme.

Von **Ernst Brücke,**

wirklichem Mitgliede der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften.

(Vorgelegt in der Sitzung am 8. October 1868.)

I.

Bekanntlich fand A. Fick im Jahre 1862, daß der Erfolg der elektrischen Reizung eines Muskelnerven bis zu einer bestimmten zeitlichen Grenze hin Function der Zeit ist, während welcher der electrische Strom durch den Nerven geht, und daß der Erfolg = 0 wird, d. h. keine Zuckung eintritt, wenn man eben jener Zeit einen sehr kleinen Werth gibt.

Wenn es sich nur darum handelt, das letztere nachzuweisen, und wenn man dabei auf alle Messungen verzichtet, so kann man den Versuchen eine sehr einfache Form geben.

In den Kreis einer mehrgliedrigen Kette schalte man ein du Bois'sches Rheochord ein, und bringe außerdem eine Vorrichtung zum Schliessen und Öffnen an, die lediglich in einer Metallplatte besteht und einem starken federnden, rechtwinklig umgebogenen Metalldrathe, den man mit seinem stumpf abgeschliffenen Ende auf die Metallplatte herabdrückt, um den Kreis zu schließen. Der Gegenstand, an dem experimentirt wird, ist das unenthäutete Bein eines lebenden Frosches, das in den Kreis eingefügt wird, indem man von zwei amalgamirten Zinkelectroden die eine unter den Fuß, die andere unter den Oberschenkel schiebt. Um willkürliche und Reflexbewegungen fernzuhalten, geht man vorher jederseits zwischen Steiß- und Darmbein ein und durchschneidet die Nerven der Beine. Im Übrigen ist der Frosch unversehrt. Nun zieht man den Rheochordschieber so weit ab, daß beim Niederdrücken des Drathes das Bein deutlich zuckt; dann hebt man den Drath ab, zieht ihn etwas nach aufwärts und läßt ihn los, so daß er federnd auf die Platte schlägt. Obgleich unser Ohr uns deutlich sagt, daß eine Berührung stattfindet, so bleibt

doch der Schenkel vollkommen in Ruhe. Man kann die Menge des eingeschalteten Rheochorddrathes verdreifachen, und erst dann oder noch später tritt auch beim federnden Aufschlagen eine Zuckung ein, die aber immer viel schwächer ist als diejenige, welche man erhält, wenn man jetzt wieder mit der Hand schließt.

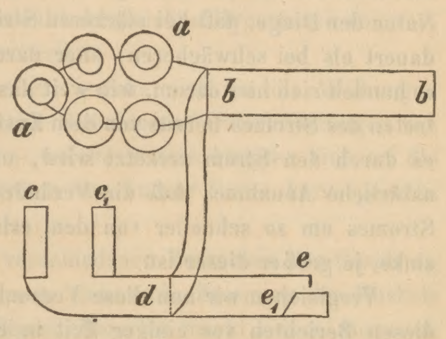
Obgleich der Strom hier nicht durch den Nerven allein, sondern durch den ganzen Muskel geleitet wird, so kann man doch nicht zweifeln, daß man es hier mit Reizung des Nerven, nicht mit directer Muskelreizung zu thun habe. Ich brauche nur an die Versuche zu erinnern, welche ich im vorigen Jahre in diesen Berichten publicirt habe, und in welchen ich nachwies, daß kurz dauernde Ströme, welche einen Muskel vom Nerven aus kräftig erregten, sich unwirksam erwiesen, nachdem die Nerven mit Curare functionsunfähig gemacht worden waren. Wenn wir uns also die Zeitdauer der erregenden Ströme von 0 an wachsend denken, so erregen sie immer erst die Nerven, und erst später, wenn ihre Dauer noch weiter gewachsen ist, können sie auch die Muskeln erregen.

Man kann auch unsern jetzigen Versuch so modificiren, daß man das eine Bein umschnürt und dann das Thier mit Curare vergiftet. Wenn man die Stromstärke nach und nach steigert, wird man bemerken, daß beim Contact durch federnden Anschlag das unvergiftete Bein schon bei einer Stromstärke kräftig zuckt, bei der das vergiftete Bein noch vollkommen in Ruhe bleibt, während sich beide Beine gegen das Schließen eines Stromes von längerer Dauer gleich oder nahezu gleich empfindlich erweisen.

Unsere Form des Versuches bietet zugleich ein leichtes Mittel, um zu zeigen, daß bei sehr kurzen Unterbrechungen die Wirkungsgröße der Erregung auch Function der Dauer der Unterbrechung ist. Man braucht nur die Anordnung so zu verändern, daß der federnde Schließungsdrath mit der Platte, auf welche er aufschlägt, nicht in den Kreis als solchen, sondern in eine gute Nebenschließung eingeschaltet ist.

Man denke sich *aa* sei die Kette, *bb* das Rheochord, c und c_1 seien die Electroden, über welche das (unvergiftete) Froschbein gelegt wird, bei d befinde sich ein du Bois'scher Schlüssel und e und e_1 seien die Dräthe der Nebenschließung, e führe zum federnden Drath, e_1 zur Platte. Man ziehe nun erst den Rheochordschieber ab, bis beim jeweiligen Öffnen des Schlüssels das Bein zuckt, dann

lasse man den letzteren bleibend offen, und ziehe, indem man mit der einen Hand die Nebenschließung schließt und öffnet, mit der andern den Schieber weiter ab, bis das Bein wieder zuckt. Nun hebe man den federnden Drath ab und lasse ihn auf die Platte herunterschnellen. Das Bein bleibt in Ruhe. Man kann jetzt den Widerstand in der vom Rheochord gebildeten Nebenschließung auf das Drei- bis Vierfache steigern, ohne daß das Bein auch beim federnden Anschlage zuckt, und, sobald dieß geschieht, fällt die Zuckung stets viel schwächer aus, als wenn man bei derselben Stromstärke die Nebenschließung ee_1 mit der Hand schließt und wieder öffnet. Vermindert man jetzt den Rheochordwiderstand wieder, und sucht den Punkt, bei dem das Bein noch eben zuckt, wenn die Nebenschließung ee_1 mit der Hand geschlossen und wieder geöffnet wird, so findet man in Folge der Veränderung, welche der Strom inzwischen hervorgebracht und durch Polarisation selbst erlitten hat, freilich einen bedeutend größeren Werth als zu Anfang, aber der Rheochordwiderstand, der das Bein beim Schließen und Öffnen von ee_1 mit der Hand zucken läßt, ist noch immer weniger als halb so groß, als derjenige, welcher nöthig war, um es beim federnden Anschlage zucken zu lassen.



Von diesen Thatsachen kann man sich überzeugen, man mag den Strom aufsteigend oder absteigend durch das Bein senden.

Da Öffnungszuckungen in unseren Versuchen erst bei größeren Stromstärken eintreten, bei denen auch der federnde Anschlag Zuckungen hervorzurufen vermag, so lautet die behufs der Erklärung an uns gestellte Frage einfach: Wie geht es zu, daß die Schließungszuckung ausbleiben kann, weil kurz zuvor das Bein von einem Strome von gleicher Stärke in derselben Richtung durchflossen wurde? Ich glaube, die Antwort darauf kann keine andere sein als die: der Strom hat eine Veränderung hervorgebracht, und diese verschwindet nicht augenblicklich mit ihm.

Es kann keine Schwierigkeit machen, daß bei Anwendung schwächerer Ströme die Zuckung nach längeren Unterbrechungen ausbleibt als bei Anwendung stärkerer Ströme. Es ist zwar in der Natur der Dinge, daß bei stärkeren Strömen die Nachwirkung länger dauert als bei schwächeren; aber darum handelt es sich hier nicht; es handelt sich hier darum, wie weit das Object sich beim Wiedereintreten des Stromes bereits von dem Zustande entfernt hat, in welchen es durch den Strom versetzt wird, und da ist es wiederum eine natürliche Annahme, daß die Veränderung nach dem Aufhören des Stromes um so schneller von dem erlangten Maximalwerthe herabsinke, je größer dieser ist.

Vergleichen wir nun diese Versuche mit denen, welche ich in diesen Berichten vor einiger Zeit in einer Mittheilung beschrieben habe, welche überschrieben war: Über das Verhalten entnervter Muskeln gegen discontinuirliche elektrische Ströme (Bd. LVIII, Abth. II. S. 125, 25. Juni 1868). Hier hatte es sich gezeigt, daß Unterbrechungen, welche lang genug waren, um ein gesundes Froschbein kräftig zucken zu machen, sich einem mit Curare vergifteten gegenüber vollkommen unwirksam erwiesen, und zwar war diese Beobachtung auch unter Anwendung von Stromstärken gemacht, bei denen nur Schließungszuckungen erschienen.

Es führt uns dies zu einer bemerkenswerthen Consequenz: Der wiedereintretende Strom erregt da früher Zuckung, wo die Nerven functionsfähig sind, als da, wo der Muskel direct zu reizen ist: folglich muß die Veränderung in den Nerven nach dem Aufhören des Stromes rascher wieder abnehmen als die in den Muskeln. Auch scheint der Muskel für den Reiz vom Nerven aus von neuem anspruchsfähig zu sein in einem Zustande, in dem er es für den directen elektrischen Reiz von der gegebenen Stärke noch nicht sein würde. Wollten wir letzteres in Abrede stellen, so müssten wir annehmen, daß die functionsfähigen Nerven die Muskeln vor der Veränderung durch den Strom schützen, oder bewirken, daß sie bei offener Kette rascher zum Normalzustande zurückkehren als die entnervten. Nun habe ich zwar bei meinen vorerwähnten Versuchen mehrmals bemerkt, daß beim Durchleiten des constanten Stromes auch die Empfindlichkeit gegen länger dauernde Unterbrechungen desselben in dem vergifteten Beine, trotzdem, daß das Blut darin circulirte, während das unvergiftete der Circulation beraubt war, rascher

sank als in dem unvergifteten; aber die Erscheinung war nicht constant, und wir können deßhalb auf ihr keine Hypothese aufbauen, für welche wir keine anderweitige Stütze besitzen. Freilich ist uns andererseits eben so wenig erlaubt dergleichen Hypothesen von vorneherein als unstatthaft zu verwerfen.

Wenn dies die Ideen sind, welche sich an die Wirkungen knüpfen, die wir bei schwachen Strömen auf Unterbrechungen von kurzer Dauer erfolgen sehen — welche andere knüpfen sich an die Erscheinungen, die durch Ströme von kurzer Dauer hervorgerufen werden?

Es sei mir erlaubt, den verschiedenen Versuchen das Gesetz zu formuliren, nach dem die indirecte elektrische Erregung des Muskels erfolgt, einen neuen hinzuzufügen. Derselbe macht keinen Anspruch darauf, den Gegenstand zum Abschlusse zu bringen. Er ist lediglich darauf gerichtet, zu versuchen, in wie weit sich innerhalb gewisser Grenzen ohne künstliche und unwahrscheinliche Hypothesen die bekannten Thatsachen unter einem gemeinsamen Gesichtspunkte zusammenfassen lassen.

Ich gehe dabei aus von der Erregung durch Ströme von so geringer Stärke, daß sie, gleichviel ob aufsteigend oder absteigend gerichtet, nur Schließungszuckung, keine Öffnungszuckung hervorrufen, und daß sie, so lange sie keine Schwankungen erleiden, auch den Muskel nicht zur Contraction bringen. Bei stärkeren Strömen treten Complicationen auf, welche in ihren Erscheinungen dem im Folgenden vorgetragenen nicht widersprechen, welche aber in ihren Einzelheiten bis jetzt noch nicht vollständig verfolgt und erklärt werden können.

Es ist gewiß eine natürliche und unabweisliche Annahme, daß die Erregung Function sei der Veränderung, welche durch den Strom im Nerven hervorgebracht wird. Fassen wir den Grad der Veränderung auf als Abstand vom Normalzustande und nennen ihn s, so ist die Veränderung, welche in dem unendlich kleinen Zeittheilchen dt hervorgebracht wird $= ds$. Nennen wir nun die Größe der jeweilig erzeugten Erregungsursache u und setzen wir $\frac{ds}{dt} = u$ so heißt dies, daß in jedem Zeittheilchen um so mehr Erregungsursache erzeugt wird, je rascher die Veränderung vor sich geht, und daß die Erzeugung von Erregungsursache aufhört, sobald der Nerv

in den Beharrungszustand übergeht, weil dann s sich nicht mehr ändert und somit $\frac{ds}{dt} = 0$ wird. Es ist dieß das Analogon des du Bois'schen Gesetzes, indem ich an die Stelle der Stromstärke den Abstand des Nerven in seinem jeweiligen Zustande vom Normalzustande gesetzt habe.

Die Abnahme der Erregung mit der Abnahme der Stromesdauer, sobald die letztere unter einen gewissen Werth gesunken ist, zeigt nun aber, daß die in den einzelnen Zeittheilchen erzeugten Erregungsursachen sich summiren. Andererseits ist es aber klar, daß sie sich nicht fortdauernd summiren können. Denn dann würde ihre Summe sein

$$\int udt$$

und da

$$u = \frac{ds}{dt}$$

müßte, indem die Veränderung unserer Voraussetzung nach immer von o anhebt, auch durch langsam hervorgebrachte Veränderung endlich noch eine Zuckung ausgelöst werden, wenn der Strom nur lange genug einwirkt und schließlich stark genug wird, um s auf den nöthigen Werth zu bringen; das ist aber bekanntlich nicht der Fall. Wir müssen deßhalb annehmen, daß die erzeugte Erregungsursache, sofern sie nicht sofort zur Wirkung kommt, wieder hinschwindet, also nur für eine Zeit lang im Stande ist, nachfolgenden Erregungsursachen ein Plus hinzuzufügen [1]).

---

[1]) Es wird hier angenommen, daß die Erregungsursache, in soferne sie nicht eine sichtbare Wirkung hervorgebracht hat, wieder hinschwindet. Es ist dieß ein Ausdruck, den ich der Kürze halber für die Thatsache hinstelle, daß sie nur eine Zeit lang im Stande ist, nachfolgenden Erregungsursachen ein Plus hinzuzufügen. Man wird hiegegen einwenden, daß eine Erregungsursache schwerlich verschwinden könne, ohne irgend eine Wirkung ausgeübt zu haben. Man sieht aber leicht ein, daß das Verschwinden der Erregungsursache als solcher für uns nicht wesentlich ist; wir können eben so gut annehmen, daß es die Wirkung sei, welche allmälig wieder schwindet, und daß somit die Wirkung der einen Erregungsursache sich nur für eine Zeit lang zu den Wirkungen später folgender Erregungsursachen addiren kann. In der That, was zwingt uns überhaupt zu unserer Annahme? Die Thatsache, daß ein mit einer gewissen Langsamkeit ansteigender Strom sich unwirksam erweist. Denken wir uns, jede in jedem Zeitdifferenziale erzeugte Erregungsursache

Die nach einer gegebenen Zeit $t=\alpha$ wirksam verbrauchte oder noch disponible Erregungsursache wird also auch nicht der ganzen Summe von erzeugter Erregungsursache gleich sein, sondern dieser Summe weniger derjenigen Menge, welche inzwischen wieder verschwunden ist, ohne eine Wirkung hinterlassen zu haben.

Ich will diese Differenz die actuelle Reizgröße nennen.

Bezeichnen wir das, was von jedem einzelnen Zeitdifferentiale her an Erregungsursache wirksam verbraucht oder noch übrig ist mit $u-y$, so haben wir für die actuelle Reizgröße zur Zeit $t=\alpha$

$$P=\int_0^\alpha (u-y)\,dt,$$

worin y für den Werth $t=\alpha$ Null wird, und für den Werth $t=\alpha-k$ gleich $u-p$, worin p den wirksam verbrauchten Antheil der zur Zeit $t=\alpha-k$ erzeugten Erregungsursache bedeutet, das heißt, denjenigen Theil, dessen Wirkung zur Zeit $t=\alpha$ noch vorhanden ist. Die Zeit k, nach welcher eine erzeugte Erregungsursache als solche vollständig verschwunden ist, wird abhängig sein von der Größe eben dieser Erregungsursache; wir haben uns deßhalb k nicht als constant zu denken, sondern als variabel mit dem Werthe der Ordinate u für die Abscisse $t=\alpha-k$.

Es ist zunächst klar, daß mit dem Werthe von α der Werth des Integrals nur bis zu einer bestimmten Grenze wächst, weil u unter allen Umständen für denjenigen Werth von t Null wird, bei welchem der Nerv in den Beharrungszustand eintritt. Es heißt dieß also: Für jeden Nerven und für jeden ihn verändernden Strom gibt es eine

---

bringe eine Wirkung hervor, welche für sich allein nach Verlauf einer bestimmten Zeit vollständig wieder verschwunden sein würde, so wird die vorhandene Summe von Wirkungen stets einem beschränkten Zeitraume angehören, der langsam ansteigende Strom mag so lange ansteigen wie er will. Wenn also die in dieser Zeit erzeugte Wirkungssumme für eine sichtbare Zuckung nicht genügt, so wird der Strom als überhaupt wirkungslos erscheinen. Man wird sehen, daß sich diese Anschauungsweise überall derjenigen substituiren läßt, welche ich der größeren Kürze des Ausdruckes wegen im Texte adoptirt habe, und daß sie in Rücksicht auf das später zu behandelnde Muschelpräparat ein Band herstellt zwischen der Langsamkeit der Contraction und Erschlaffung einerseits und der Länge der Zeiträume andererseits, innerhalb welcher sich für den Muschelmuskel Reize in ihren Wirkungen addiren können.

obere Grenze der Stromesdauer, von welcher an die Zuckung durch Verlängerung der Stromesdauer nicht mehr verstärkt werden kann.

Wir können uns aber auch denken, daß, noch ehe der Werth von t erreicht ist, bei dem der Nerv in den Beharrungszustand eintritt, der Strom schon wieder unterbrochen und der fortschreitenden Veränderung des Nerven schon zur Zeit $t=\alpha-h$ ein Ziel gesetzt sei, dann wird auch die ganze zur Disposition stehende Reizgröße nicht mehr

$$P=\int_0^\alpha (u-y)\,dt$$

sein, sondern

$$P_1=\int_0^{\alpha-h} (u-y)\,dt.$$

Denken wir uns nun die Dauer des Stromes so kurz, daß sie noch ganz in das Stadium der latenten Reizung fällt, daß also zur Zeit $t=\alpha-h$ noch gar keine Erregungsursache wirksam verbraucht worden ist, so ist für den Fall $h \geq k$ nach dem vorhergehenden $P_1=0$, gleichviel welches der Werth von u ist. Da aber k in der früher erwähnten Weise von u abhängig ist, so ist dieses bei plötzlich hereinbrechenden stärkeren Strömen nur dann der Fall, wenn $\alpha-h$ sehr klein ist. In allen übrigen Fällen erzeugen sie Zuckung. Bei sehr schwachen oder allmälig ansteigenden Strömen aber kann die Zuckung ausbleiben, bei messbarer Dauer des Stromes auch dann, wenn der Strom bei längerer Dauer kräftige Zuckung erregt haben würde. Bei noch schwächeren Strömen endlich, oder noch langsamer ansteigenden bleibt die Zuckung auch trotz beliebig langer Dauer des Stromes aus, weil dann u sehr klein und gleichzeitig k auch sehr klein wird, und sich somit der Werth von P für jeden Werth von α der Grenze Null annähert.

II.

Wir sind bisher bei unseren Betrachtungen nicht von dem erregenden Strome ausgegangen, sondern von der Veränderung, welche derselbe im Nerven hervorbringt, und haben angenommen, daß diese Veränderung um so rascher fortschreitet und einen um so höheren Werth erreicht, je stärker der einwirkende Strom ist. Ich glaube nicht, daß diese Annahme einer besonderen Vertheidigung bedarf. Ebenso ist es klar, daß, wenn sich die Stromstärke langsam steigert, auch die Veränderung nur langsam fortschreiten kann, und mithin, wie oben auseinandergesetzt wurde, langsam ansteigende Ströme, auch wenn sie schließlich eine bedeutende Stärke erreichen, keine Zuckung erzeugen. Es wird hiebei abgesehen von solchen Stromstärken, welche im constanten Flusse Tetanus erzeugen und von der von Wundt entdeckten bleibenden Verkürzung. Die letztere ist hier nicht blos deßhalb vernachlässigt, weil sie da, wo man sehr schwache Ströme durch den lebenden Muskel leitet, sehr klein ist, sondern deßhalb, weil sie nach Fick's Untersuchungen gar nicht von der Erregung des Muskels durch den Nerven, sondern von directer Reizung durch den Strom abhängt (Vergl. A. Fick's Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritabeln Substanzen, S. 39 und 40).

Es mag aber hier noch besonders erwähnt werden, daß wir nach allgemeinen Grundsätzen der Mechanik erwarten müssen, daß der Nerv dem ihn verändernden Strome einen Widerstand entgegensetzt, und daß wir daraus die für uns nach den jetzt bekannten Thatsachen nothwendige Annahme ableiten, daß, auch wenn der eben geschlossene Strom sich in unmeßbar kleiner Zeit zu seiner vollen Stärke entwickelt, nicht auch der Nerv in derselben unmeßbar kleinen Zeit in den Beharrungszustand übergeht, sondern hierzu einer größeren bedarf.

Aus diesem Widerstande, den wir uns als mit der fortschreitenden Veränderung wachsend denken, leiten wir ferner die Annahme ab, daß die im Nerven schließlich hervorgebrachte Veränderung der Stromstärke nicht oder doch nur innerhalb gewisser Grenzen proportional ist, daß sie jenseits der letzteren langsamer als die Stromstärke wächst und sich einer Grenze nähert, über welche sie ohne Vernichtung der Lebenseigenschaften des Nerven nicht gesteigert

werden kann. Dieser letztere Punkt kommt übrigens für uns erst in zweiter Reihe in Betracht, da wir hier zunächst nur die Wirkung von Strömen betrachten, welche schwach genug sind, um nur Schließungszuckungen, keine Öffnungszuckungen hervorzurufen.

Aus den gemachten Annahmen erklärt es sich, daß sowohl sehr schwache als langsam ansteigende Ströme nur kleine Werthe für u geben, bei letzteren aber nähern sie sich langsamer mit dem wachsenden t der Grenze Null. Sie können je nach der Natur des Ansteigens der Stromstärke eine Zeit lang ganz oder nahezu constant bleiben und selbst zeitweilig wachsen. Deßhalb können auch langsam ansteigende Ströme in solchen Nervmuskelpräparaten Zuckung auslösen, für welche die Werthe von k sehr groß ausfallen.

Dieß ist offenbar der Fall für den von A. Fick untersuchten Schließmuskel der Bivalven. Hier haben wir den directen Beweis für die lange Fortwirkung der einmal erzeugten Erregungsursache in der Länge des Zeitraumes, der zwischen Reizung und Contraction vergeht, und dem entsprechend wirken auch hier noch Ströme als kräftige Reize, welche so langsam ansteigen, daß sie den Froschmuskel vollkommen in Ruhe lassen.

Mit der größeren Persistenz der Zustände im Muschelpräparat hängt auch die merkwürdige von Fick gefundene Thatsache zusammen, daß das letztere sich gegen eine Reihe von rasch aufeinander folgenden Schlägen ähnlich verhält wie gegen das Schließen und Hindurchleiten eines constanten Stromes.

Bezeichne ich mit t_0 die Zeit, zu welcher der constante Strom geschlossen wird, und mit t_n die Zeit, zu welcher der Nerv in den Beharrungszustand eintritt, so haben wir für letztere Zeit die actuelle Reizgröße

$$\int_{t_0}^{t_n}(u-y)\,dt=\int_{t_0}^{t_1}(u-y)\,dt+\int_{t_1}^{t_2}(u-y)\,dt+\ldots\int_{t_{n-1}}^{t_n}(u-y)\,dt,$$

worin t_1-t_0, t_2-t_1, gleiche oder ungleiche sich unmittelbar an einanderschließende kurze Zeitabschnitte sind. Werden zwischen diesen kleine stromfreie Zeitabschnitte eingeschaltet, so wird dadurch bei einer gewissen Dauerhaftigkeit der durch den Strom hervorgebrachten Veränderungen der Übergang in den Beharrungszustand nicht gehindert werden, da eben die in den eingeschalteten stromfreien Zeitabschnitten vor sich gehenden regressiven Veränderungen sehr

klein, sind und auch die Werthe von u und von y werden viel weniger geändert werden, als dies unter gleichen Umständen beim Froschpräparate der Fall sein würde.

Fick fand, daß bei schwachen Strömen und raschem Wechsel der unterbrochene Strom schwächer wirkte als der gleich starke continuirliche. Hier scheinen sich also die eingeschalteten stromfreien Zeiträume zunächst darin bemerklich zu machen, daß wegen Auseinanderzerrung der zeitlichen Abstände mehr von der erzeugten Erregungsursache wirkungslos verloren geht.

Bei langsamerem Wechsel fand Fick den unterbrochenen Strom wirksamer als den continuirlichen. Es mußte also hier ein anderes Moment überwogen haben, nämlich der Rückgang von s, welcher in den stromfreien Zeiten erfolgte und vermöge dessen die Werthe für u gesteigert wurden. Bei größeren Stromstärken überwog schon bei rascherem Wechsel der unterbrochene Strom. Es scheint dieß daraus erklärbar, daß hier größere Werthe von s erreicht wurden und mithin der Rückgang von denselben rascher erfolgte, so daß trotz der Kürze der Unterbrechung der Nerv sich schon wieder um ein merkliches seinem Normalzustande genähert hatte.

Bei Strömen, welche stark genug sind, eine Öffnungszuckung hervorzurufen, tritt als zweiter Erklärungsgrund für die stärkere Wirkung des unterbrochenen Stromes die Erregung auf, welche bei jedesmaligem Öffnen entsteht. Denn wenn das bleibende Öffnen der Kette eine Zuckung erzeugt, so wird das momentane, bei dem nur eine geringe regressive Veränderung stattfindet, wenn es auch nicht selbstständig eine Zuckung hervorbringt, doch Erregungsursache erzeugen und diese wird sich zu den bei dem folgenden Öffnen erzeugten addiren, sie wird sich aber auch addiren zu der, welche durch den wiedereintretenden Strom erzeugt wird; denn S. Lamansky fand bei seinen Untersuchungen an Froschmuskeln, daß auf der zweiten Stufe des Zuckungsgesetzes kurze Stromschläge von gewisser Dauer bei jeder Stromesrichtung stärkere Zuckung hervorriefen als das bloße Schließen dieses selben Stromes.

Fick hat ferner beobachtet, daß, wenn der Muschelmuskel einmal durch eine Reihe von rasch aufeinander folgenden Schlägen so weit in Zusammenziehung versetzt worden ist, daß er sich unter dem Einflusse derselben Schlagfolge nicht weiter contrahirt, dann auf Aufhören dieser Schlagfolge eine neue Verkürzung eintritt.

Nachdem wir einmal das Factum, daß sich der Muschelmuskel gegen den rasch unterbrochenen Strom in ähnlicher Weise verhält, wie gegen den constanten, mit unserer Formulirung in Zusammenhang gebracht haben, kann uns auch jene Beobachtung keine Schwierigkeiten mehr bereiten. Der Nerv ist durch den unterbrochenen Strom in einen Zustand übergeführt worden, in welchem beim abwechselnden Schließen und Öffnen der Werth von s nicht mehr steigt weil ihm je nach der Stärke des unterbrochenen Stromes eine bestimmte Grenze gesetzt ist, aber auch in den stromfreien Zwischenzeiten, weil dieselben zu kurz sind, nicht merklich sinkt, und somit als constant betrachtet werden kann; nun hört aber die Schlagfolge auf und s sinkt wie beim Öffnen eines constanten Stromes von dem erlangten Werthe stetig ab, und dadurch wird die Erregung erzeugt, welche den Muskel zu neuer Contraction anregt.

In dieser neuen Contraction liegt sogar ein recht augenscheinlicher Beweis von der Richtigkeit der Anschauung Fick's, welche die Zusammenziehung, in die der Muschelmuskel durch rasch aufeinanderfolgende Schläge geräth, nicht als eine tetanische auffaßt, sondern als eine einfache Contraction, die sich von der einfachen Contraction des Froschmuskels nur durch ihre Dauer unterscheidet.

Die tetanische Contraction setzt voraus, daß jeder einzelne Schlag eine Zuckung auslöst und die Schläge so rasch aufeinander folgen, daß der Muskel nicht Zeit hat inzwischen zu erschlaffen. Beim Muschelpräparate dagegen bringen die einzelnen sehr kurz dauernden Ströme keine Wirkung hervor, erst durch ihre Summirung leiten sie eine sichtbare Contraction ein. Beim tetanisirten Froschmuskel schwankt der Werth von s in großen Amplituden auf und nieder, und eine besondere Öffnungszuckung gibt es nicht, weil das schließliche Absinken des Werthes von s auf Null sich nicht wesentlich von den vorhergehenden jähen Abfällen unterscheidet; anders beim Muschelpräparat, bei welchem der Werth von s, nachdem er seine Grenze erreicht hat, so lange die Schlagfolge dauert, näherungsweise constant bleibt. Die vermehrte Contraction, welche hier durch Unterbrechen der Schlagfolge erzielt wird, findet, indem sie wesentlich gleichwerthig ist mit der, welche der Muschelmuskel beim Öffnen des constanten Stromes zeigt, ihr Analogon in der Reaction des Froschpräparats gegen einen Strom, der stark genug ist, um

Schließungs- und Öffnungszuckung zu geben und dabei so kurze Zeit dauert, daß trotz der Flüchtigkeit der Erscheinungen im Froschpräparate Schließungs- und Öffnungserregung sich für die Hervorbringung einer Zuckung addiren können.

Dieser Gegenstand führt uns zur Betrachtung der Erregung, welche zwei kurzdauernde Ströme hervorbringen, die durch einen zeitlichen Abstand von einander getrennt sind, der eben klein genug ist, damit der Erfolg beider Erregungen sich in einer nicht durch dazwischen liegende theilweise oder gänzliche Erschlaffung in zwei getheilte Contraction äußert. Dieser Fall, der strenge genommen keine einfache Contraction mehr darstellt, sondern das Anfangsstück eines Tetanus, denn mit diesem stimmt die Natur des Strömungsvorganges und der Zustand im Nerven überein, ist zuerst von Helmholtz am Froschmuskel untersucht worden. Helmholtz sagt[1]: „Von da an, wo die zweite Reizung wirksam wird, verläuft die Zuckung nahehin so, als wäre der in diesem Augenblicke stattfindende Contractionszustand des Muskels sein natürlicher Zustand und die zweite Zuckung allein eingeleitet worden, bis im Stadium der sinkenden Energie der Muskel zu seinem früheren Ruhezustande zurückkehrt. Aus dieser Regel ergibt sich in Übereinstimmung mit den Versuchen, daß zwei momentane Reizungen die stärkste Zusammenziehung eines Muskels dann hervorbringen, wenn ihre Zwischenzeit gleich ist der Länge des Zeitraumes der steigenden Energie, dann geht natürlich die zweite Zusammenziehung vom Maximum der ersten aus, und die stärkste Verkürzung des Muskels wird fast doppelt so groß als die Verkürzung nach einer einfachen Reizung. Auffallend ist dabei, was übrigens aus der aufgestellten Regel hervorgeht, daß diese stärkste Verkürzung zu einer Zeit eintritt, wo die Wirkungen der ersten Reizung, wenn ihr keine zweite gefolgt wäre, fast ganz wieder verschwunden gewesen wären.“

Die erste Frage, welche sich uns aufdrängt, ist die: Weshalb fällt die Zuckung kleiner aus, wenn der Abstand der beiden Reizungen ein kürzerer ist? Die Antwort lautet: Der Werth, der durch die zweite Reizung hervorgebrachten Reizgröße nimmt von einer gewissen Grenze an fortwährend ab, wenn die zweite Reizung der ersten zeitlich näher rückt, und sie erreicht ihren unteren Grenz-

---

[1]) Berichte der Berliner Akademie. 15. Juli 1854.

werth, wenn beide Reizungen unmittelbar ineinander übergehen. Dieser untere Grenzwerth ist $= o$ für den Fall, daß der Strom, der den ersten Reiz bildete, von derselben Stärke und Richtung war, wie der Strom, der den zweiten Reiz bildet und schon lange genug dauerte, damit eine Zuckung ausgelöst werde, wie sie die bleibende Schließung desselben Stromes auslöst. Es findet dieß seinen Grund darin, daß s um so weniger Zeit hat, von dem durch die erste Reizung erlangten Werthe abzusinken, je früher der gleichgerichtete Strom eintritt, der den zweiten Reiz repräsentirt. Das Wachsen der durch die zweite Reizung hervorgebrachten Reizgröße mit der zeitlichen Entfernung der Reize von einander hört aber auf, sobald die Pause groß genug geworden ist, damit s in derselben auf den Werth von Null herabsinke. Rücken nun die beiden Reize so weit aus einander, daß der durch den ersten Reiz verkürzte Muskel sich schon wieder um ein Stück verlängert hat, wenn die sichtbare Wirkung des zweiten Reizes beginnt, so wird ein kleineres Verkürzungsmaximum erzielt, weil sich nun nicht mehr die ganzen Effecte der beiden Reizgrößen addiren, sondern vom Effect der ersten schon wiederum ein Theil verschwunden ist. Da die durch die Reizungen hervorgebrachten Effecte im Muschelmuskel so andauernd sind, so gelang es Fick leicht hier nicht nur zwei, sondern drei und mehr Reize zur Addition zu bringen und so die Erscheinungen zu beobachten, welche er auf S. 48 seiner Abhandlung beschreibt.

Eine Eigenthümlichkeit, welche Fick am Muschelmuskel fand, müssen wir noch erörtern. Fick sagt (S. 49): „Wenn man einen kleinen Reiz öfter hintereinander wirken läßt, so erreicht die Zusammenziehung des Muskels eine Grenze, welche bei fernerer Wiederholung dieses Reizes nicht überschritten wird. Läßt man nun aber einen größeren Reiz wiederholt einwirken, so zieht sich der Muskel noch mehr zusammen.“ Da Fick ausdrücklich angibt, daß „jeder folgende Reiz erst dann angebracht wurde, wenn der vorhergehende seine vollständige Wirksamkeit entfaltet hatte,“ so scheint dieß auf den ersten Anblick im Widerspruche zu sein mit unserer bisherigen Betrachtungsweise, denn wenn die Reize so weit von einander entfernt lagen, so hatte s offenbar Zeit genug, um von den erreichten Werthen beträchtlich abzusinken und es mußte offenbar durch jeden neuen Stromstoß eine neue Reizgröße, der vorhergehenden ähnlich, erzeugt werden. Wenn also der Muskel sich über-

haupt noch weiter zusammenziehen konnte, warum zog er sich nicht auf diese weiter zusammen?

Es muß hier zunächst daran erinnert werden, daß Fick in allen seinen Versuchen fand, daß stets bei der Wiederholung gleich starker Reize der folgende einen geringeren Effect hervorbrachte als der vorhergehende. Je mehr Reize ihre Wirkung äußern, um so mehr wachsen die inneren Widerstände gegen die Wirkung eines neuen Reizes.

Wenn also die Reize schwach sind, so werden, lange ehe der Muskel sich so weit zusammengezogen hat, wie er sich zusammenziehen kann, die Wirkungen sehr klein werden. Da zugleich die Reizungen zeitlich weit auseinander liegen, so werden zu irgend einer Zeit, während die späteren Reizungen das Präparat treffen, die Wirkungen der ersten Reize wieder anfangen zu schwinden. Der Muskel würde sich schon wieder verlängern, wenn ihn der erste Reiz allein getroffen hätte. Sobald durch die neue Reizung nicht mehr Verkürzung erzielt wird, als auf diese Weise verloren wird, ist das Verkürzungsmaximum erreicht, welches mit dieser Reizstärke nicht überschritten werden kann; wenn nun aber ein neuer stärkerer Reiz kommt, so kann er noch eine weitere Zusammenziehung hervorrufen.

Die Verschiedenheit der Wirkung, welche ein und derselbe Reiz unter verschiedenen Umständen ausübt, ist etwas, was wir nie aus den Augen verlieren dürfen. Trotz den umsichtigsten und aufopferndsten Bestrebungen ist es bekanntlich so wenig gelungen die Größe des Reizes zur Größe der Arbeit oder des Nutzeffectes in eine bestimmte, bleibende Beziehung zu bringen, daß man vielleicht die Frage aufwerfen könnte, ob man denn überhaupt noch von einer bestimmten Reizgröße sprechen könne, da ein Reiz, der sich in dem einen Falle als groß erweißt, in dem anderen geringe oder gar keine Folgen hat und umgekehrt. Meiner Ansicht nach ist aber der Begriff der Reizgröße in einem bestimmten beschränkten Sinne ein vollkommen berechtigter. Wenn von zwei Reizen jeder eben im Stande ist, an einem Nervmuskelpräparate eine Zuckung auszulösen, so kann ich sagen, daß die beiden Reize gleich groß sind, damit brauchen sie aber keineswegs identisch zu sein; sie können verschieden sein in Rücksicht auf die Stärke des Stromes, in Rücksicht auf seine Dauer und in Rücksicht auf sein Ansteigen oder Abfallen. Es ist nun eben

in dem Vorhergehenden von mir versucht worden, eine Formulirung aufzustellen, welche einerseits Rechenschaft davon gibt, wie sich nach den bekannten Versuchsresultaten die Stromesdauer, die Stromstärke und die Geschwindigkeit des Wachsthumes der letzteren einander ergänzen können, und die uns andererseits zugleich anschaulich macht, weßhalb verschiedene Nervmuskelpräparate sich gegen dieselben Formen der elektrischen Reize so wesentlich verschieden verhalten.

Aus der k. k. Hof- und Staatsdruckerei in Wien.

